

館岡 亜緒*: カラスムギ属とその近縁属の進化について

Tuguo TATEOKA*: Notes on the evolution of
Avena and its relatives

カラスムギ属 (*Avena*) の近縁属として、ミサヤマチャヒキ属 (*Helictotrichon*), オオカニツリ属 (*Arrhenatherum*), *Avenochloa*, *Amphibromus* の 4 属があげられる。この 5 属とカラスムギ族の他の属をむすびつけるものとして、カニツリグサ属 (*Trisetum*) およびコメススキ属 (*Deschampsia*) があるが、上にあげた 5 属は、カラスムギ族のなかでよくまとまった一つのグループを作るとみて差支えないものである。便宜上、以下このグループをカラスムギ群とよぶ。このグループの分類について、種のレベルにおいてばかりではなく、属への区分についても、古くからいろいろの議論があった。最近 Holub (1958, 1961, 1962) の詳細な研究が発表され、上述の 5 属への分類が確立された。Holub は外部形態ばかりではなく、ミサヤマチャヒキ属や *Avenochloa* の葉の解剖学的特徴をくわしく調べており、また進化史的な眼のつけ方を強くとって、非常に興味ある議論をしている。これらの葉の解剖分類学は、Potztl (1951) によってもくわしく研究された。*Amphibromus* については Holub も Potztl も言及していないが、この属はカラスムギ群の進化の歴史を考えるさいに重要な位置をしめるものである。筆者は U.S. National Herbarium において *Amphibromus* の標本をみることができ、また今回その葉の解剖学的特徴を観察した。その結果と、前研究者の研究結果をまとめ、ここにカラスムギ群の進化の過程を考察してみたい。

カラスムギ属 Maire (1953) はこの属を 2 節, *Aristulatae* と *Denticulatae* (= *Avena*, 以下カラスムギ節とよぶ) にわけており、栽培種とそれに近縁のものはすべてカラスムギ節に含まれる。種類数は種のとり方により違ってくるが、*Aristulatae* 節に約 6 種、カラスムギ節に約 11 種である。*Aristulatae* 節の種類はバルカン半島や北アフリカなど、つまり地中海地方に分布している。カラスムギ節では、栽培種や半野生のものが多くて自然の分布がつかみにくいが、欧州から地中海地方、北東アフリカ、西アジアにみられるものが多い。この属は、西山博士をはじめとして沢山の研究者により細胞遺伝学的にくわしく研究されており、周知のように基本数の倍数系列をもっている。最近 Rajhathy (1961) によって 2 倍体の種類の相互関係が追求され、地中海地方に分布する *Aristulatae* 節の種類が核型からみてより原始的なものと推定された。これは外部形態からの推定と一致するものである。またカラスムギ節の 2 倍体の種類も、地中海地方から北東アフリカ、西アジアに分布するか、そこに原産のものである。そこで、カラスムギ属は地中海地方で発生し、そこから栽培化または人類による伝播を一つの媒介

* 国立遺伝学研究所。National Institute of Genetics, Misima, Sizuoka Pref.

として、種の分化と分布の拡大が起こったものとみて差支えないように思われる。

Holub (1958) は外部形態の研究から、カラスムギ属をミサヤマチャヒキ属から由来したものとみており、ミサヤマチャヒキ属の *Avenotrichon* 亜属 (1種 *H. macrostachyum* からなる) をこの 2 属の中間的なもの、つまり残存しているその移行型と考えている。実際に、カラスムギ属と後述するオオカニツリ属, *Avenochloa*, *Amphibromus* の 4 属は直接的にむすびついているとは考えられないもので、それらはミサヤマチャヒキ属の介在によってむすばれるものであり、Holub の見解は妥当なものと思われる。

オオカニツリ属 約 6 種を含み、それらは例外なしに地中海地方から西アジアに分布するか、または原産地がその地域のものである。Holub はこの属の起原について明記していないが、1958 年の論文の図 (属の相互関係を示すもの) には、ミサヤマチャヒキ属から派生した一分枝として示している。オオカニツリ属の小穂は 2(-3) 小花をもち、第一小花は雄性化しており、内穎と穎果の背面にみぞがない。これに対し、ミサヤマチャヒキ属の小穂は一般により多くの小花をもち、小花の間の性の分化はみられず、内穎と穎果の背面にはみぞがある。このような差異において、ミサヤマチャヒキ属のもつ特徴がより原始的である。オオカニツリ属も地中海地方でミサヤマチャヒキ属型の植物から由来したものとみるべきものである。

Avenochloa この属は従来独立の属とされずに、ミサヤマチャヒキ属に含められていたものであるが、1962 年に Holub によって記載された。その約 10 年前に Potztal (1951) が、Holub によって *Avenochloa* とされたのとはほぼ同じグループを、一つの属として認めたのであるが、Holub は命名上の問題を解決し、また属の範囲についてさらに追求を深めている。Holub も Potztal も、ミサヤマチャヒキ属と *Avenochloa* の差異として、第一に葉の横断面にでてくる特徴をあげている。筆者は極東産の種類の葉の横断面を観察して、その差異を確かめた。

ミサヤマチャヒキ属では、i) 表面表皮の凹凸がはげしく、ii) それぞれの脈間に開閉細胞があり (または全体にわたってみられず)、iii) 中肋は不鮮明で、その裏面表皮側に厚膜細胞の大きなかたまりはみられず、iv) 中肋の維管束と表皮とは厚膜細胞でむすばれる。これに対し *Avenochloa* では、i) 表面表皮に凹凸がみられず、ii) 開閉細胞は表面表皮の中肋の両側にのみみられ、iii) 中肋は鮮明で、その裏面表皮側に厚膜細胞の大きなかたまりがあり、iv) 中肋の維管束と表皮の間には葉内細胞が介在する。この葉の解剖学的な差異は、ごく少数の中間的なものがあるけれどもはっきりしたもので、系統的な意味を多分にもつものと思われる。

ミサヤマチャヒキ属と *Avenochloa* の葉は外部形態的にもかなりはっきりと区別できるが、Holub (1962) は外部形態にでている差異として、さらに、ミサヤマチャヒキ属の鱗被は全縁であるが、*Avenochloa* の鱗被はその下部に小さな一つの裂片をもつとっている。小穂の特徴では、この 2 属ははっきりとは区別しがたい。Holub は内穎に

差異がでていらしいと付記しているが、これにはなお今後の検討が必要であるとのべている。

Holub (1962) は *Avenochloa* に含まれる種類として 30 種あげた。その約 $\frac{2}{3}$ は地中海地方に分布するものである。残りの $\frac{1}{3}$ は、すべて地中海地方に類似した種類をもつものであるが、欧州から中央アジアに、さらにユーラシア大陸の北部にひろがっており、極東北部には *A. dahurica*, *A. schelliana* などが分布している。本田博士 (Rep. Ist. Sc. Exped. Manchoukuo Sect. IV. II, 7; 1935) により満州 (Wu-Ling-shan) から *Avena tentoensis* として記載され、その後北川博士 (Rep. Inst. Sc. Research Manchoukuo 2, 282; 1938) が *Avenastrum tentoense* と改正されたものは、Holub は言及していないが、明らかに *Avenochloa* に入るものである。*A. schelliana* は分布の広いもので、その系統はカムチャッカをへて北米に入り、*A. hookeri* とよばれる形になる。これは新大陸産の唯一の *Avenochloa* で、カナダの北西部からロッキー山脈にそってニューメキシコ州にまで南下している。中米、南米、オーストラリア、東南アジア、インド、アフリカの中部と南部などからは *Avenochloa* は全然知られていない。

このような属の構成からして、Holub (1962) は、*Avenochloa* は地中海地方で発生し、そこから分布を北半球の北部にひろげたものと考えており、さらにミサヤマチャヒキ属のなかでもっとも原始的なものと考えられる *Archavenastrum* 亜属から *Avenochloa* が由来したと推定している。分布が連続していることや、現在の赤道帯をこえて南半球に入っていないこと、東南アジアや中米などの山地にみられないことは、この属が比較的新しい起原のものであることを示すものであろう。

ミサヤマチャヒキ属 この属は 30~40 種を含み、分布範囲も広い。また属内での分化もかなりはげしく、Holub (1958, 1962) は 5 亜属にわけている。古い意味でのミサヤマチャヒキ属は、地中海地方に沢山の種類をもっていたが、それらは大部分 *Avenochloa* に移されたので、僅数種のみが現在の意味でのミサヤマチャヒキ属の種類として地中海地方に残っている。欧州産の種類やユーラシア大陸の北部に分布している種類においても、相当数が *Avenochloa* に移されている。

ミサヤマチャヒキ属の種類は世界各地に点点としてちらばっていて、各地に特産のものが多い。本邦の信濃に稀産するミサヤマチャヒキ (*Helictotrichon hideoi*) はこの地方に特産のものである。中国には、Keng et al. (1957) によると 5 種あるが、大体その北部と西部に分布し、台湾の高山に 1 種 (*H. abietetorum*) 特産のものがある。このカラスミギ群は温帯を好み、熱帯~亜熱帯では大体 2000 m 以上の高い山地に分布が限られている。スマトラから *H. sumatrense* が記載されており、ビルマに *H. burmanicum*、シッキムに *H. parviflorum* が特産で、インド南部のマドラスには 3 種みられ、そのうちの 1 種 (*H. asperum*) はセイロンにまでひろがっている。熱帯アフリカの山地にも広く分布し、ウガンダには 3 種 (Harker and Napper, 1960)、ナイジェリ

アにも 3 種 (Glaxton, 1960) 分布している。これらの熱帯の高山にみられるものは、それぞれの地域に特産のものが多く、Chippindall (1955) によると、南アフリカに 12 種みられ、マダガスカルにも数種知られている。北米ではロッキー山脈の中頃から南部にかけて *H. mortonianum* が分布し、中米にはみられないようで、また南米にも少ない。Parodi (1949) によるとアルゼンチンには 1 種 (*H. bulbosum*) のみ産し、それはブエノスアイレス近くとチリー中部から報告されている。オーストラリアとニュージーランドからはミサヤマチャヒキ属は知られていない。ニューギニアからも報告はないようであるが、今後の調査が進めばあるいは発見されるかもしれない。

以上のごく大まかな記述から明らかなように、この属はほとんど世界的にひろがっており、分布の不連続がはげしい。この属のモノグラフは発表されておらず、なお検討の余地があるが、古い時代に分化し、その後の変遷をへて、各地に古固有的な種類を残している属とみて、まずまちがいがないと思われる。

Amphibromus この属はミサヤマチャヒキ属に似たもので、カラスムギ属、オオカニツリ属および *Avenochloa* とははっきりと異なっている。ミサヤマチャヒキ属とは次の 2 点で区別される。1) *Amphibromus* の外穎 (lemma) の頂は 4 裂片に、または

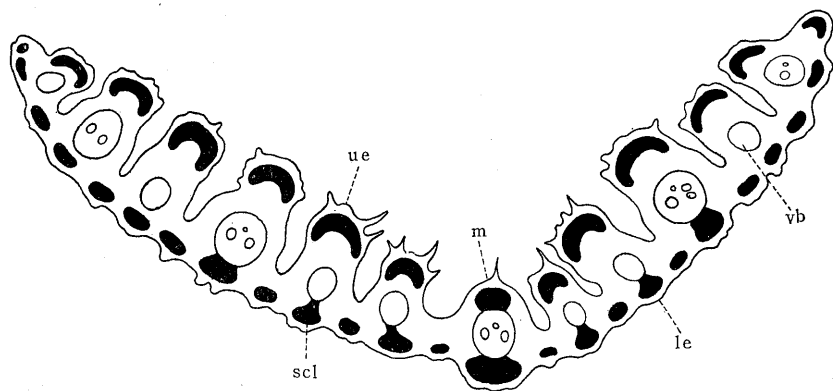


図1. *Amphibromus neesii* の葉の横断面。le—裏面表皮。m—中肋。scl—厚膜細胞。
ue—表面表皮。vb—維管束。

2 裂片にわかれて各裂片がしばしば浅く 2 分するが、ミサヤマチャヒキ属の外穎の頂は通常そのようにわかれな。2) *Amphibromus* の穎果は無毛 (またはその頂に多少有毛) であるが、ミサヤマチャヒキ属では明らかに有毛である。

筆者は *Amphibromus scabrivalvis*, *A. neesii*, *A. quadridentulus* の葉の解剖学的特徴を U.S. National Herbarium に保存されている標本の葉の小片によって観察した。3 種とも似た特徴を示し、ミサヤマチャヒキ属の葉にでてくる特徴とよく類似して

おり、*Avenochloa* とははっきり異なっていた (図 1 およびさきの記載参照)。またこの 3 種の鱗被を調べたところ、全縁であって (*A. scabrivalvis* では全縁の鱗被をもつ個体と、基部に小さな裂片をもつ個体がみられた)、この点でもミサヤマチャヒキ属に近い。

Swallen (1931) は *Amphibromus* のモノグラフを書いたとき 5 種にまとめた。その後 G.E. Hubbard (Kew Bull., 1941, p. 30) によって *A. whitei* が記載されたので、全部で 6 種が認められる (*A. archeri* は独立の種とされることもあるが、ここでは Swallen にしたがって *A. neesii* に含まれるものとして扱う)。その 6 種の分布は非常に興味あるものである。南米に 2 種、つまり *A. scabrivalvis* がペルーからチリーにか

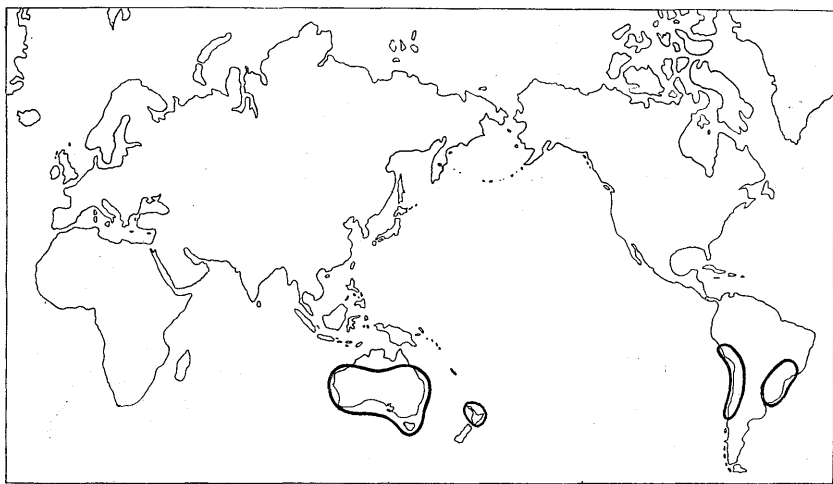


図 2. *Amphibromus* の分布

けてのアンデス地域とウルガイに、*A. quadridentulus* がブラジルのリオデジャネイロの北西部からウルガイにかけての地域にみられる。つまり南米においては分布は、パラナ河を中心とする大きな平野によって 2 分されている。ニュージーランドの北島に 1 種 (*A. fluitans*) 分布し、オーストラリアに 3 種、つまり *A. whitei* がクイーンズランドに、*A. recurvatus* がタスマニアに、*A. neesii* が大陸に広く分布している。これらの分布をまとめたのが図 2 である。さらに Swallen (l.c.) は、南米産の 2 種がそれぞれオーストラリアに対応する種類をもつこと、つまり *A. quadridentulus* (南米) と *A. recurvatus* (オーストラリア)、*A. scabrivalvis* (南米) と *A. neesii* (オーストラリア) が外部形態において非常に近いと述べている。これには細胞遺伝学など他の分野からの裏づけが望まれるが、興味ある事実である。なお、*A. scabrivalvis* が 6 倍体 ($2n=42$)

であることは Nuñez (Parodi 1958 による) によって明らかにされているが、他の種類はその染色体数も全然知られていない。

Amphibromus は、上にのべたカラスムギ属などと違って、ミサヤマチャヒキ属から比較的新しく派生したものと考えられない。このことはその分布をみても明らかである。反対に、*Amphibromus* はカラスムギ族、ウシノケグサ族、Monermeae およびコムギ族がまともにつくる Festucoid group の初期の分化のさいに生じた非常に古い起原のもののように思われる。*Amphibromus* の包穎 (glume) は第一小花よりも小さいが、これはウシノケグサ族に広くみられる特徴で、カラスムギ族では珍らしい。そしてカラスムギ族についてみると、包穎の小さいことは原始的な特徴と考えられる。また外穎の頂が浅く裂片にわかれることや、穎果が無毛であることは、同じカラスムギ族のコメススキ属を中心とするグループにもみられる特徴である。これらの事実は、*Amphibromus* の起原が、カラスムギ群の体制がはっきりと確立される以前であることを示唆するものである。

まとめ 筆者はさきに (1962a) ヤマカモジグサ属の分化についてのべたが、そのさい、この属の種類は地中海地方に多いが、地中海地方はそのいわば二次的な分化の中心地にすぎず、ヤマカモジグサ属全体としてみると、非常に古いそして複雑な進化の歴史をもつものであらうとのべた。これと同様の見解が、このカラスムギ群の解析からもえられる。つまりカラスムギ群も、属のレベルでも種のレベルでも、地中海地方にもっとも豊富であるが、そこで発生したと考えられるカラスムギ属、オオカニツリ属、*Avenochloa* は、ミサヤマチャヒキ属型の植物からいわば二次的に派生したとみるべきもので、他の 2 属、ことに *Amphibromus* の構成と分布は、カラスムギ群が古い複雑な進化の過程をもつことを示している。

地中海地方の地史的な成立が比較的新しいことはよく知られており、また欧州の第三期初期のフロラが、その後期のフロラと全く異なっていたことも、沢山の研究から明らかである。ヤシヤマングローブに属する化石が欧州の始新世の地層から見だされているが、鮮新世のフランクフルトやウィーンの化石のフロラは現在のフロラと類似している。さききのべたように、カラスムギ群は温帯を好み、熱帯～亜熱帯では高山にのみみられるもので、地中海地方が熱帯～亜熱帯の気候条件におかれていたときは、このグループの現在のような豊富な生育は考えられない。Stebbins (1956) は、カラスムギ群と同様に Festucoid group に属し、また同様の気候条件を好むスズメノチャヒキ属 (*Bromus*) の進化の過程を分析し、ことに地中海地方に多い *Bromium* 節と *Eubromus* 節はごく新しく生まれたものであらうとのべている。カラスムギ属、オオカニツリ属、*Avenochloa* が、現在みられるような体制をえたのは、おそらく鮮新世以後であったと推定される。

昨年、筆者 (1962b) はウシノケグサ族の属を検討して、この族が 54 属にまとめられ、

その 54 属のほぼ半数が地中海地方およびその周辺に分布することを報じた。カラスムギ族とウシノケグサ族は非常に類縁の深いもので、その進化の過程は一緒に考えていかなければならないものであるが、この 2 族に属するいろいろの古型の属から、地中海地方でさまざまな属（または節）が派生したように思われる。ここにカラスムギ群についてのべたが、今後他の属についても検討を加えていきたい。

カラスムギ群を含めた Festucoid group の初期の分化については、なお憶測の域をでないが、それはおそらく白堊紀にまで、少なくとも古第三紀にまでさかのぼるものと思われる。この初期の分化との関聯で、*Amphibromus* の分布は興味あるものであるが、さらにミサヤマチャヒキ属の遺存的な種類の分布を厳密に検討することが望ましい。すでに前川博士（1960, その他）がくわしく論ぜられたように、近年の古地磁気学の進歩によって極の移動が確認され、古赤道帯の存在がサンゴ礁や岩塩の分布などからも示されているので、Festucoid group の初期の分化についれも、これらの事実を考慮にいれなければならない。Festucoid group 全体の進化の過程を、今後さまざまな面から検討していきたい。

Summary

It was pointed out that the leaf structure of *Amphibromus* (*A. scabrivalvis*, *A. neesii* and *A. quadridentulus*) is very similar to that of *Helictotrichon* sensu Holub (1962) (Fig. 1). The peculiar geographical distribution of *Amphibromus* was indicated, and the phylogenetic relationships of the genera *Avena*, *Arrhenatherum*, *Avenochloa*, *Helictotrichon* and *Amphibromus* were discussed.

引用文献

- 1) Chippindall, L. K. A. 1955. A guide to the identification of grasses in South Africa. Central News Agency, London.
- 2) Clayton, W.D. 1960. A key to Nigerian grasses. Ministry of Agriculture, Samaru, Northern Nigeria.
- 3) Harker, K. W. and Napper, D. 1960. An illustrated guide to the grasses of Uganda. Government Printer, Uganda.
- 4) Holub, J. 1958. Klast. et Goll.: Philipp Maximilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie, 101-133. ———. 1961. Acta Musei Nat. Prague **17**: 189-242.
- 5) ———. 1961. Acti Horti Bot. Pragensis **1962**: 75-86.
- 6) Teng, Y.L. et al. 1957. Graves generum Graminearum primarum Sinicarum. Peking.
- 7) 前川文夫. 1960. 植研 **35**: 122-128.
- 8) Maire, R. 1953. Flore de l'Afrique de Nord, Vol. II. Paris.
- 9) Parodi, L.R. 1940. Rev. Arg. Agr. **16**: 205-223.
- 10) ———. 1958. Gramineas bonaerenses (Quinta edicion). Buenos Aires.
- 11) Potztal, E. 1951. Bot. Jahr. **75**: 321-332.
- 12) Rajhathy, T. Can. Jour. Genet. Cytol. **3**: 372-377.
- 13) Stebbins, G.L. 1956. Amer. Jour. Bot. **43**: 890-905.
- 14) Swallen, J. R. 1931. Amer. Jour. Bot. **18**: 411-415.
- 15) 館岡亜緒. 1962a. 植研 **37**: 225-230.
- 16) ———. 1962b. Bot. Mag. Tokyo. **75**: 336-343.